



УДК 581.4+581.766

**Структура, морфогенез и эволюционные преобразования плодов с
крыловидными выростами у представителей
семейства Celastraceae R. Br.**

**Structure, morphogenesis and evolutionary transformation of winged fruits in
representatives of the family Celastraceae R. Br.**

И.А. Савинов¹, Н.А. Трусов², Е.В. Соломонова¹, Т.Д. Ноздрин¹

I.A. Savinov¹, N.A. Trusov², E.V. Solomonova¹, T.D. Nozdrina¹

¹ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет пищевых производств»,
ул. Талалихина, д. 33, Москва, 109316, Россия

¹Moscow State University of Food Production, Talalichina str., 33, Moscow, 109316, Russia. E-mail: savinovia@mail.ru

²ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, 127276, Россия

²N.V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Botanicheskaya str., 4, Moscow, 127276, Russia. E-mail: n-trusov@mail.ru

Ключевые слова: коробочки, пиренарии, дробные плоды, крылатый схизокарпий.

Key words: capsules, pirenariums, divided fruits, winged schizocarpium.

Аннотация. Рассмотрены структура, особенности морфогенеза и эволюционные преобразования плодов с крыловидными выростами у представителей сем. Celastraceae. Выделено 4 типа плодов: I – крылатые плоды – плоды, выросты которых формируются вследствие радиального разрастания перикарпия в области спинной стороны плодолистиков вдоль оси плода (*Tripterygioideae*, подрод *Kalonymus* рода *Euonymus*); II – плоды с крылатым околоцветником – плоды, крыловидные выросты которых сформированы элементами околоцветника (*Monimopetalum*); III – крылатые дробные плоды – дробные плоды-коробочки, крыловидные лопасти которых формируются из разрастающихся в аксиальной плоскости плодолистиков (*Hippocrateoideae*). IV – крылатый схизокарпий – дробные плоды, у которых каждый мерикарпий снабжен 3 васкуляризованными крыловидными выростами, формирующимися вследствие радиального разрастания перикарпия от мест срастания плодолистиков и в области спинной стороны плодолистика вдоль оси плода (*Stackhousioideae*). Показано, что появление плодов с крыловидными выростами происходит в разных подсемействах и трибах.

Summary. Structure, peculiarities of morphogenesis and evolutionary transformation of winged fruits in representatives of the family Celastraceae R. Br. are

considered. Four types of such fruits are distinguished: I – winged fruits – fruits, outgrowths of which are formed due to radial expansion of the pericarp in the dorsal side of the carpel along the axis of the fruit (*Tripterygioideae*, subgenus *Kalonymus* genus *Euonymus*); II – the fruits with winged perianth – fruits, alar outgrowths of which are formed by elements of the perianth (*Monimopetalum*); III – divided winged fruit – divided fruits-capsules, wing-shaped blades of which are formed from proliferating in the axial plane of the carpels (*Hippocrateoideae*); IV – winged schizocarpium – divided fruit, each mericarpium of which is provided by 3 alar vascularized outgrowths emerging due to the radial expansion of the pericarp from places of carpels fusion and in the dorsal side of the carpel along the axis of fruit (*Stackhousioideae*). We demonstrated that winged fruits appeared in different subfamilies and tribes.

Введение

В литературе описано строение ряда зрелых плодов представителей семейства Celastraceae R. Br. (Blakelock, 1951; Hou, 1955; Loesener, 1942; Melikian, Savinov, 2000; Savinov, 1998, 2012; Schulz, 2006; Sebsebe, 1985; Simmons, 2004; Trusov, 2010 и др.), имеются немногочисленные данные о росте и развитии плодов отдельных

представителей (Trusov, Sozonova, 2011), а также предложены схемы основных направлений эволюционной трансформации плодов для отдельных родов, в частности, для *Euonymus* L. (Savinov, 2011; Trusov et al., 2010).

Для целого ряда представителей семейства, принадлежащих к разным филогенетическим линиям, характерно формирование крыловидных выростов плодов. Развитие этих образований начинается рано, еще на стадии завязи цветка, однако их природа может быть различной. В настоящее время предложена современная версия филогении семейства Celastraceae R. Br., основанная на кладистическом анализе спектра морфологических признаков с привлечением большой выборки таксонов (Simmons, Hedin, 1999), впоследствии подкрепленная также молекулярно-генетическими данными (Coughenour et al., 2010, 2011; Simmons et al., 2001, 2008, 2012a-b), что позволяет проанализировать эволюцию плодов в семействе в свете современных научных результатов и проследить возникновение плодов с крыловидными выростами у его представителей.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили фиксированные в 70 %-м этаноле развивающиеся и зрелые плоды, собранные в природе и ботанических садах или полученные авторами из карпологических коллекций и гербариев (K, KW, LE, MHA, P). Всего изучено более 100 видов из 44 родов семейства Celastraceae, среди которых представители 14 родов имеют плоды с крыловидными выростами: *Euonymus* (8 видов), *Ptelidium* (2 вида), *Pterocelastrus* (2 вида), *Tripterygium* (3 вида), *Wimmeria* (4 вида), *Plenckia*, *Rzedowskia*, *Zinowiewia*, *Hippocratea*, *Loeseneriella*, *Reissantia*, *Macgregoria*, *Stackhousia* и *Tripterococcus* по одному виду.

Для изучения морфологического строения плодов использовали бинокулярные лупы МБС-2 и Carl Zeiss Stemi-2000C, описания плодов составлены согласно общепринятым методикам, с использованием соответствующей терминологии (Melikian, Devjatov, 2001). Анатомическое строение плодов изучено по общепринятой методике (Prozina, 1960) на поперечных срезах, выполненных в средней части плодов бритвенным лезвием от руки; использовали световые микроскопы МББ-1 и Биомед С-2. Документирование проводили посредством фотовидеокамер Canon A95 и AxioCam ERc5s.

Основные результаты и их обсуждение

Основываясь на природе возникновения выростов, плоды у представителей семейства можно отнести к 4 типам.

I тип – крылатые плоды – плоды, выросты которых формируются вследствие радиального разрастания перикарпия в области спинной стороны плодолистиков вдоль оси плода.

Примерами служат односемянные или двусемянные (*Ptelidium* Thouars) пиренарии представителей подсемейства *Tripterygioideae* Loes.¹ (плоды *Rzedowskia* Medrano рядом авторов описываются как орехи (Bobrov et al., 2009)) и многосемянные (или олигосемянные) коробочки представителей рода *Euonymus*, подрода *Kalonymus* G. Beck (исключая ряд *Oxyphyllae* (Prokh.) Leonova)².

Плоды представителей *Tripterygioideae* с 2, 3 или 5 крыловидными выростами, расположенными вдоль плода, или с одним крыловидным выростом с боков и верхушки плода. Крыловидные выросты широкие либо узкие, пленчатые, тело плода короче самих крыльев. Размеры плодов: длина крыла от 12 мм у *Rzedowskia* до 55 мм у *Platypterocarpus* Dunkley et Brenan; ширина крыла от 5–6 мм у *Rzedowskia* до 36 мм у *Platypterocarpus*. Васкулатура выроста представлена сетью дериватов проводящих пучков. Вполне вероятно, что топография проводящих пучков определяет направления разрастания перикарпия. Важным признаком всех этих плодов является остаток столбика на верхушке, что свидетельствует о развитии крыльев в результате радиальных разрастаний спинной стороны плодолистиков. Такие плоды развиваются из олигомерного гинецея, с 2–3-гнездной завязью и с 2 (4–8) семязачатками в каждом гнезде. Следует добавить, что семена у представителей всех этих таксонов лишены ариллуса.

Плоды представителей подрода *Kalonymus* с толстым перикарпием и крыловидными выростами по числу плодолистиков. Крылья могут быть короткими или длинными (относительно тела плода), широкими либо узкими, прямыми или отклоненными к верхушке/основанию плода. Длина плодов – 10–15 мм, ширина с крыловидными выростами – до 30 мм. Плоды разви-

¹ Вслед за Loesener (1942) мы признаем целесообразность выделения подсемейства *Tripterygioideae*.

² По Loesener (1942), относится к подсемейству *Celastroideae* Loes., трибе *Euonymae* Loes.

ваются из олигомерного гинецея с 4–5 гнездами завязи и 2, реже большим числом семязачатков в каждом гнезде (Leonova, 1974).

Крылатые коробочки *Kalonymus* не имеют явных преимуществ при диссеминации по сравнению с шаровидными и лопастными коробочками *Euonymus*: их семена также распространяются зоохорно благодаря сочным маслянистым ариллусам. С функциональной точки зрения обсуждалось обеспечение крыловидными выростами анемохорного распространения диаспор представителей *Kalonymus* (Leonova, 1974). Формирование крыловидных выростов коробочек объясняется «как приспособление к неосуществленному еще переходу от распространения семян птицами к распространению целых коробочек ветром» (Leonova, 1974: 118). В новейших исследованиях (Li et al., 2014) говорится, что шиповатые или крылатые коробочки *Euonymus* могут распространяться животными, ветром и/или водой, но конкретных доказательств этому не приводится. R.A. Blakelock (1951) считает, что развитие у представителей рода *Euonymus* выростов в виде крыльев или шипов увеличивает видимость плода для птиц, участвующих в его распространении. Также была высказана и другая версия: развитие таких выростов увеличивает фотосинтезирующую поверхность плода (Trusov et al., 2010). Примечательно, что плоды представителей секции *Echinococcus* Nakai имеют шиповидные выросты на всей поверхности коробочки. По данным Li et al. (2014) представители секции *Echinococcus* очень близки к представителям секции *Kalonymus*. При этом крыловидные выросты *Kalonymus* – регулярные разрастания в средней части спинной стороны плодолистика, а шиповидные выросты *Echinococcus* – нерегулярные разрастания, развивающиеся по всей поверхности коробочки.

Для плодов-коробочек представителей рода *Pterocelastrus* Meisn.³ характерно наличие боковых выростов (от 1 до 5 мм длиной), образующихся в результате разрастания спинных сторон плодолистиков (по 2–3 на каждый плодолистик). Размеры плода: 5–7 мм в диаметре. Выросты могут быть весьма большими относительно тела плода, и иметь уплощенную (крыловидную) форму. При этом семена почти целиком покрыты сочным ариллусом.

По функциональным различиям плодов I типа, следует его подразделить на 2 подтипа:

IA – анемохорные крылатые плоды (*Tripterygioidae*) и IB – неанемохорные крылатые плоды (*Kalonymus* и, возможно, *Pterocelastrus*).

II тип – плоды с крылатым околоцветником – плоды, крыловидные выросты которых сформированы элементами околоцветника. Крыловидные выросты при обычно одногнездной и односемянной коробочке представителя монотипного рода *Monimopetalum* Rehder⁴ – *Monimopetalum chinense* Rehder – являются видоизмененными лепестками. Плод развивается из олигомерного гинецея с 4-гнездной завязью и 2 семязачатками в каждом гнезде (Ma, Funston, 2008). Плод имеет длину 5 мм при ширине 3 мм, при его основании развита короткая крыловидная кайма из видоизмененной чашечки, каждое крыло-лепесток длиной 7–10 мм (они не полностью симметричны друг другу относительно центральной оси плода). Семя в базальной части имеет маленький ариллус. Информация о распространении плодов *Monimopetalum* в литературе отсутствует. Можно предположить, что семена *Monimopetalum* распространяются диплохорно: анемохорно, благодаря видоизмененным лепесткам, и зоохорно (мирмекохорно?), благодаря базальным ариллусам. В то же время, проведенные в последние годы исследования в области репродуктивной биологии и генетической структуры очень малочисленных природных популяций этого вида (Xie et al., 2005) свидетельствуют о малой эффективности процесса распространения его диаспор.

III тип – крылатые дробные плоды – дробные плоды-коробочки, крыловидные лопасти которых формируются из разрастающихся в аксиальной плоскости плодолистиков. При этом остаток столбика остается в центральной, осевой части такого дробного плода. Такие плоды характерны для представителей подсемейства *Hippocrateoidae* (A. Juss.) Lindl.⁵ Они описываются в литературе как трикрылатки (Bobrov et al., 2009). Плоды развиваются из тримерного гинецея, с 3-гнездной завязью и 2, реже большим числом семязачатков в каждом гнезде. По нашим наблюдениям,

³ По Loesener (1942), относится к подсемейству *Celastroideae*, трибе *Celastreae* Loes.

⁴ По Loesener (1942), относится к подсемейству *Celastroideae*, трибе *Euonymeteae*, однако по результатам молекулярно-филогенетического исследования (Simmons et al., 2012b), образует самостоятельную кладу.

⁵ Объем этого подсемейства мы принимаем по: Simmons (2004).

плоды представляют собой дробные коробочки, распадающиеся на 3 олигомерных мерикарпии. Мерикарпии вскрывающиеся, широко-овальной, либо удлинненно-линейной формы, содержат по 2, реже более крылатых семени. В мерикарпии крыло семени располагается в аксиальной плоскости плода и направлено к его центральной части. Согласно исследованиям Б.Т. Матиенко (Matienko, 1969), семена оказывают влияние на форму плода, вероятно, такое прилегание семян и определяет форму мерикарпии. Размеры каждого мерикарпия: длина 50–70 мм; ширина около 15 мм, толщина – до 5 мм. Благодаря наличию крыла, семена представителей *Hippocrateoideae* являются основной анемохорной диаспорой. Мерикарпии вскрываются по брюшному шву еще на материнском растении, после чего анемохорные семена продолжают путь по воздуху. Вместе с тем, форма плода позволяет предположить, что анемохорно могут распространяться как сами плоды, так и отдельные мерикарпии.

IV тип – крылатый схизокарпий. Согласно последней версии системы APG III (2009), в состав семейства Celastraceae включается и семейство Stackhousiaceae. Его представители (*Stackhousia* Smith, *Macgregoria* F. Muell., *Tripterococcus* Endl.) – невысокие травянистые растения, обладающие весьма специализированными дробными плодами, распадающимися на 3 или 5 односемянных невскрывающихся мерикарпиев (размеры мерикарпиев – от 2–3 до 7,5 мм длиной), некоторое время висящих на колонке. В ряде случаев (некоторые виды *Stackhousia*, *Tripterococcus*) каждый мерикарпий снабжен 3 васкуляризованными крыловидными выростами (Barker, 1984), формирующимися вследствие радиального разрастания перикарпия от мест срастания плодолистиков и в области спинной стороны плодолистика вдоль оси плода. Разделение плода на мерикарпии происходит вдоль септ и крыльев, отходящих от мест срастания плодолистиков.

Таким образом, среди типов плодов с крыловидными выростами представителей семейства Celastraceae наблюдаются аналоги: плоды подтипа IA, типа II, типа III и типа IV, и гомологи – плоды подтипа IA и подтипа IB. При этом вполне вероятно, что крыловидные выросты первоначально выполняли ассимиляционную роль, а впоследствии стали адаптацией к анемохорному распространению диаспор. Это подтверждается

тем, что специализированные структуры не развиваются в результате экологической адаптации (Bresinski, 1963).

Типично анемохорные плоды известны в подсемействах *Tripterygioideae* и *Hippocrateoideae*, их крыловидные выросты способствуют планированию диаспор. Очевидно, схожий характер распространения характерен для плодов *Monimopetalum*.

Согласно существующим эколого-морфологическим классификациям типов крылаток (Guttenberg, 1971; Levina, 1957; Ulbrich, 1928), у представителей семейства Celastraceae можно выделить следующие их типы:

- 1) дисковидные (*Ptelidium* – *Tripterygioideae*),
- 2) «парусные» однокрылатки (*Plenckia* Reissek, *Zinowiewia* Turcz. – *Tripterygioideae*),
- 3) вращающиеся летучки с 4 равноудаленными крыльями (*Monimopetalum*),
- 4) плоды с 3–5 равными крыльями вдоль тела (*Platypterocarpus*, *Tripterygium* Hook. f., *Wimmeria* Schltld. et Cham. – *Tripterygioideae*),
- 5) пропеллерные с 3 лопастями (*Hippocrateoideae*).
- 6) «парусные» крылатые мерикарпии (*Stackhousioideae* Burnett).

Рассматриваемые нами направления преобразований плодов бересклетовых (рис.) сопоставлены с существующим консенсусным филогенетическим деревом по семейству Celastraceae (Simmons, pers. comm.). Внутри семейства крыловидные выросты характерны для таких типов плодов как коробочка и сухой пиренарий, при этом представители с крыловидными плодами находятся в разных кладах. По нашему мнению, базальным типом плода Celastraceae является многосемянная шаровидная коробочка. Впоследствии происходила редукция числа семян при сохранении шаровидной формы коробочки. От малосемянной шаровидной коробочки произошли малосемянная лопастная коробочка, псевдомономерная коробочка с крыловидными сохраняющимися лепестками и сухой малосемянный пиренарий. Основываясь на современной версии филогенеза (Simmons, Hedin, 1999; Simmons et al., 2001 и др.), видно, что в семействе пиренарий возник из коробочки минимум дважды: у клады, включающей в себя роды *Elaeodendron* Jacq., *Ptelidium*, *Zinowiewia*, *Plenckia*, *Cassine* L., *Rzedowskia*, *Gyminda* Sarg., *Schaefferia* Jacq. и клады родов *Tripterygium*, *Wimmeria*, *Mortonia* A. Gray, при этом, как в первой, так и

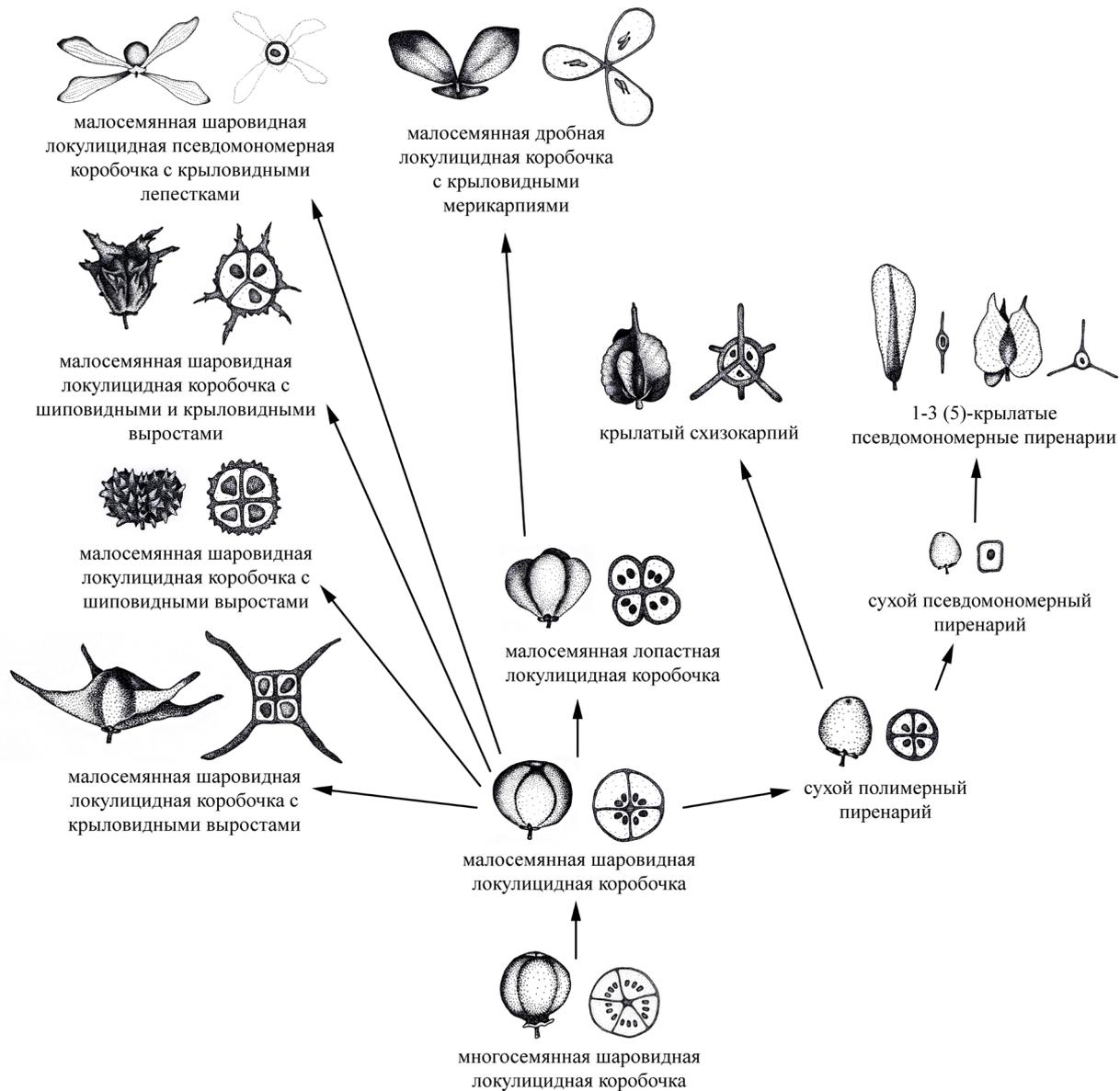


Рис. Основные направления эволюции плодов с крыловидными выростами у представителей семейства Celastraceae (изображены внешний вид и поперечный срез плодов).

во второй группе возникают сухие пиренарии с крыловидными выростами. В тоже время, принимая монофилетическое происхождение подсемейства *Tripterygioideae*, необходимо признать общность происхождения их плодов. Псевдомономеризация гинцея ярко выражена среди представителей подсемейства *Tripterygioideae*, где формируются обычно односемянные пиренарии при олигомерном (2–3-членном) гинцее и недоразвитии гнезд. Теоретически для формирования псевдомономерных крылатых плодов *Tripterygioideae*, возможны два пути: 1) от вскрывающихся крылатых коробочек через редукцию числа семян до одного и редукцию механизма вскрывания плода; 2) от сухих пире-

нариев через редукцию числа семян до одного и развитие крыловидных выростов. Анализ обширного карпологического материала заставляет нас считать более вероятным второй путь, который, к тому же, требует меньших затрат (принцип «экономной» эволюции). Кроме того, сформировались шаровидные малосемянные коробочки с крыловидными и/или шиповидными выростами. В настоящее время коробочки с крыловидными выростами характерны для плодов представителей таксона относительно низкого ранга — подрода *Kalonymus*. Дробные плоды возникают в семействе как минимум дважды: из малосемянной шаровидной и лопастной коробочек, — соответственно триба *Lophopetaleae*

Loes. с дробными продолговатыми коробочками и подсемейство *Hippocrateoideae*, мерикарпии которых приобретают крыловидную форму. Схизокарпии (*Stackhousioideae*), в том числе и крылатые, характерны для представителей только одной клады. Опираясь на данные современного филогенеза, они могли произойти либо от малосемянный лопастной коробочки, либо от сухого малосемянного пиренария. На происхождение схизокарпиев от коробочки косвенно указывает то, что плоды у наиболее близких к *Stackhousioideae* родов – коробочки, но в то же время такая трансформация подразумевает изме-

нение механизма вскрывания с локулицидного на септицидный, что является маловероятным. Возникновение септицидно распадающегося дробного плода от пиренария более возможно, к тому же, иногда в одну кладу с *Stackhousioideae* попадает *Siphonodon* Griff., с плодами-пиренариями. Предложенные нами эволюционные преобразования плодов с крыловидными выростами у Celastraceae не противоречат современным взглядам на морфогенез плодов (Bobrov et al., 2009). Таким образом, появление плодов с крыловидными выростами происходит в разных подсемействах и трибах.

ЛИТЕРАТУРА

- Angiosperm Phylogeny Group (APG).** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linn. Soc., 2009. – Vol. 161. – P. 105–121.
- Barker W.R.** Stackhousiaceae // Flora of Australia. – Canberra, 1984. – Vol. 22. – P. 186–199.
- Blakelock R.A.** A synopsis of the genus *Euonymus* L. // Kew Bull., 1951. – Vol. 2. – P. 210–290.
- Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S.** Morphogenesis fruits of Magnoliophyta. – Moscow: Book House “Librokom”, 2009. – 400 p. [in Russian]. (**Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С.** Морфогенез плодов Magnoliophyta. – М.: Книжный дом «Либроком», 2009. – 400 с.).
- Bresinsky A.Bau.** Entwicklungsgeschichte und Inhaltsstoffe der Elaiosomen // Bibliotheca Botanica, 1963. – T. 126. – S. 1–54.
- Coughenour J.M., Simmons M.P., Lombardi J.A., Cappa J.J.** Phylogeny of Celastraceae subfamily *Salacioideae* and tribe *Lophopetalae* inferred from morphological characters and nuclear and plastid Genes // Syst. Bot., 2010. – Vol. 35, No. 2. – P. 358–367.
- Coughenour J.M., Simmons M.P., Lombardi J.A., Yakobson K., Archer R.H.** Phylogeny of Celastraceae subfamily *Hippocrateoideae* inferred from morphological characters and nuclear and plastid loci // Molec. Phylog. Evol., 2011. – Vol. 59. – P. 320–330.
- Guttenberg H. von.** Bewegungsgewebe und Perzeptionsorgane // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin-Stuttgart: Borntraeger, 1971. – 2 Aufl. – Bd V, Teil 5. – 332 s.
- Hou D.** A revision of the genus *Celastrus* // Ann. Miss. Bot. Gard., 1955. – Vol. 42, No. 3. – P. 215–302.
- Leonova T.G.** The genus *Euonymus* L. of the USSR and neighbouring countries. – Leningrad: Nauka, 1974. – 132 p. [in Russian]. (**Леонова Т.Г.** Бересклеты СССР и сопредельных стран. – Л.: Наука, 1974. – 132 с.).
- Levina R.E.** The distribution methods of fruits and seeds // Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR. Otd. botan. – Moscow: MGU (MOIP), 1957. – Iss. 9. – 197 p. [in Russian]. (**Левина Р.Е.** Способы распространения плодов и семян // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Отд. ботан.– М.: МГУ (МОИП), 1957. – Вып. 9. – 197 с.).
- Li Y.-N., Xie L., Li J.-Y., Zhang Z.-X.** Phylogeny of *Euonymus* inferred from molecular and morphological data // J. Syst. Evol., 2014. – Vol. 52, No.2. – P. 149–160.
- Loesener T.** Celastraceae // Engler A. & Prantl K. (eds.). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. – Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1942. – 20b. – S. 87–197.
- Ma J.-S., Funston A.M.** *Monimopetalum* // Wu Z. Y., Raven P. H. & Hong D. Y. (eds.): Flora of China. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. – 2008. – Vol. 11. (Oxalidaceae through Aceraceae). – P. 465–466.
- Matienco B.T.** Sravnitel'naja anatomija i ul'trastruktura plodov tykvennyh. – Kishenev: Kartja Moldavenjaskje, 1969. – 405 p. [in Russian]. (**Матиенко Б.Т.** Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. – Кишинева: Карта Молдавеняскэ, 1969. – 405 с.).
- Melikian A.P., Savinov I.A.** Semejstvo Celastraceae // Sravnitel'naja anatomija semjan. – St. Peterburg, 2000. – T. 6. – P. 123–135. [in Russian]. (**Меликян А.П., Савинов И.А.** Семейство Celastraceae // Сравнительная анатомия семян. – СПб., 2000. – Т. 6. – С. 123–135).
- Melikian A.P., Devjatov A.G.** Osnovnye karpologicheskie terminy. Spravochnik. – Moscow: Tovarisshh. nauchn. izd. KMK, 2001. – 47 p. [in Russian]. (**Меликян А.П., Девятков А.Г.** Основные карпологические термины. Справочник. – М.: Товарищ. научн. изд. КМК, 2001. – 47 с.).

Prozina M.N. Botanicheskaja mikrotehnika. – Moscow: Vysshaja shkola, 1960. – 206 p. (**Прозина М.Н.** Ботаническая микротехника. – М.: Высшая школа, 1960. – 206 с.).

Savinov I.A. Using of anatomical and morphological features of fruits and seeds with a view to determine some representatives of the Celastraceae R.Br. family // Bull. Main Bot. Gard. RAS, 1998. – Iss. 176. – P. 114–122 [in Russian]. (**Савинов И.А.** Использование морфолого-анатомических признаков плодов и семян в определении некоторых представителей семейства Celastraceae // Бюлл. Главн. бот. сада РАН, 1998. – Вып. 176. – С. 114–122).

Savinov I.A. Principal trends of morphological evolution in the *Celastrales* // Turczaninowia, 2011. – Vol. 14, No. 3. – P. 53–61 [in Russian]. (**Савинов И.А.** Основные модулы морфологической эволюции в порядке *Celastrales* // Turczaninowia, 2011. – Т. 14, № 3. – С. 53–61).

Savinov I.A. The levels of fruit organization in Celastraceae and structural diversity of pirenariums in *Cassinioideae* // Mod. Phytomorphol., 2012. – Vol. 1. – P. 161–165 [in Russian]. (**Савинов И.А.** Уровни организации плода в семействе Celastraceae R. Br. и структурное разнообразие пиренариев в подсемействе *Cassinioideae* Loes. // Современная фитоморфология, 2012. – Т. 1. – С. 161–165).

Schulz B. Studien zu den Fruchten und Samen ausgewählter *Euonymus*-Arten // Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges., 2006. – Bd. 91. – S. 127–145.

Sebsebe D. The genus *Maytenus* (Celastraceae) in NE tropical Africa and tropical Arabia // Symb. Bot. Upsal., 1985. – XXV:2. – 101 p.

Simmons M.P. Celastraceae // K. Kubitzki (ed.): The families and genera of vascular plants. – Berlin: Springer, 2004. – Vol. 6. – P. 29–64.

Simmons M.P., Bacon C.D., Cappa J.J., McKenna M.J. Phylogeny of Celastraceae subfamilies *Cassinioideae* and *Tripterygioidae* Inferred from morphological characters and nuclear and plastid Loci // Syst. Bot., 2012a. – Vol. 37, No. 2. – P. 456–467.

Simmons M.P., Cappa J.J., Archer R.H., Ford A.J., Eichstedt D., Clevinger C.C. Phylogeny of the *Celastraceae* and the relationships of *Catha edulis* (qat) inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes // Mol. Phylogenet. Evol., 2008. – Vol. 48. – P. 745–757.

Simmons M.P., Hedin J.P. Relationships and morphological character change among genera of Celastraceae sensu lato (incl. Hippocrateaceae) // Ann. Mis. Bot. Gard., 1999. – Vol. 86(3). – P. 723–757.

Simmons M.P., McKenna M.J., Bacon C.D., Jakobson K., Cappa J.J., Archer R.H., Ford A.J. Phylogeny of Celastraceae tribe *Euonymieae* inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes // Mol. Phylog. Evol., 2012b. – Vol. 62, No. 1. – P. 9–20 [Published on-line: 30 August 2011].

Simmons M.P., Savolainen V., Clevinger C.C., Archer R.H., Davis J.I. Phylogeny of the Celastraceae inferred from 26S nuclear ribosomal DNA, phytophrome B, rbcL, atpB, and morphology // Mol. Phylog. Evol., 2001. – Vol. 19, No. 3. – P. 353–366.

Trusov N.A. Morphological and anatomical structure of the fruits of the family Celastraceae R. Br. due to their oil content // Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. – Moscow, 2010. – 20 c. [in Russian]. (**Трусов Н.А.** Морфолого-анатомическое строение плодов представителей семейства Celastraceae R. Br. в связи с их масличностью // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М., 2010. – 20 с.).

Trusov N.A., Sozonova L.I. Development and structure of the fruit in representatives of the genus *Celastrus* (Celastraceae) // Bot. Zhurn. (Moscow, St. Petersburg), 2011. – Vol. 96, No. 8. – P. 1084–1090 [in Russian]. (**Трусов Н.А., Созонова Л.И.** Развитие и строение плода у представителей рода *Celastrus* (Celastraceae) // Бот. журн., 2011. – Т. 96, № 8. – С. 1084–1090).

Trusov N.A., Sozonova L.I., Solomonova E.V. Trends of evolution of the fruit shape in *Euonymus* L. // Tezisy dokladov mezhdunarodnoj konferencii “A.L. Tahtadzhjan i razvitie botanicheskoi nauki v Armenii”, posvjashhennoj 100-letiju so dnja rozhdenija A.L. Tahtadzhjana. 6–8 oktjabrja, 2010 g., – Erevan, – 2010. – P. 63–65. [in Russian]. (**Трусов Н.А., Созонова Л.И., Соломонова Е.В.** Направления эволюции формы плодов *Euonymus* L. // Тезисы докладов международной конференции «А. Л. Тахтаджян и развитие ботанической науки в Армении», посвященной 100-летию со дня рождения А. Л. Тахтаджяна (6–8 октября 2010 г., Ереван). – 2010. – С. 63–65).

Ulbrich E. Biologie der Früchte und Samen. “Karpobiologie”. – Berlin: Springer Verlag, 1928. – 230 s.

Xie G.-W., Wang D.-L., Yuan Y.-M., Ge X.-J. Population genetic structure of *Monimopetalum chinense* (Celastraceae), an endangered endemic species of Eastern China // Ann. Bot., 2005. – Vol. 95. – P. 773–777.